Biogenetische Untersuchungen

über

verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der

hohen philosophischen Fakultät (II. Section)

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

eingereicht von

Ignaz Familler.

Sonderabdruck aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1896, 82. Bd. Heft II.

München
Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3
1896.

Biogenetische Untersuchungen

über

verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der

hohen philosophischen Fakultät (II. Section)

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

eingereicht von

Ignaz Familler.

Sonderabdruck aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1896, 82. Bd. Heft II.

München
Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3
1896.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534911_0098

Hemmungsbildungen und Umformungen einzelner Organe aus der gewöhnlichen Form in andersgestaltete, anderen Zwecken dienende Organe sind im Pflanzenreiche nicht selten, und gerade im Blüthentheile der Pflanzen sind sie ja weit verbreitet. Von besonderem Interesse aber sind jedenfalls die Hemmungserscheinungen und Umbildungen der Sexualorgane. Darum schien es von Werth zu sein, diese Erscheinungen näher zu untersuchen, soweit das nöthige Material erreichbar war, wenigstens bei jenen Pflanzenformen, welche diese Erscheinung constant aufweisen. Unberücksichtigt mussten demnach für diese Arbeit bleiben alle die vereinzelt beobachteten Hemmungen und Umbildungen, sowie auch alle diklinen Pflanzen, da die ersteren vielfach nur zufälliger Beobachtung zugänglich sind, letztere aber durch die verschiedenen Verhältnisse ihres Baues eine eigene Arbeit für sich in Anspruch nehmen dürften. Was ich nun dabei fand unter der liebwerthen Leitung des Herrn Professor Dr. K. Goebel im pflanzenphysiologischen Institute zu München, das sei hiemit der Veröffentlichung übergeben mit aufrichtigstem Danke gegen den verehrten Lehrer und in der angenehmen Hoffnung, dass die Arbeit doch einiges Neue, Interessante biete, wenn sie auch bei der verhältnissmässig kurzen Zeit, welche ich diesen Studien widmen durfte, keine allseits abgeschlossene sein kann.

I. Männliche Organe.

Bereits 1862 hat H. Gieswald eine Abhandlung „Ueber den Hemmungsprocess in der Antherenbildung“ veröffentlicht, aber das Ergebniss seiner Arbeit ist für den heutigen Stand unseres diesbezüglichen Wissens nicht mehr von Belang, da seine Forschungen noch auf den älteren, irrigen Anschauungen über die Bildung der Antheren beruhen.

Geht man bei Betrachtung der verkümmerten oder umgebildeten männlichen Sexualorgane von dem typischen Aufbau der normalen Staubblätter aus — in der Form, dass sich eine Zelle oder auch Zellreihe derart differenzirt, dass durch wiederholte perikline Theilungen nach

Aussen die Wandschichten der Anthere (Endothecium, Schichtzellen und Tapetenzellen) abgegliedert werden, während die innere Zelle oder Zellreihe zum Archespor wird — so begegnet man so ziemlich allen Stufen des Stehenbleibens auf dem Wege der normalen Entwickelung, von der ersten Anlage beginnend, bis hinauf zur nahezu normalen Ausbildung, wobei allerdings gleich zu bemerken ist, dass auch bei ein und derselben Pflanze das Verhältniss sehr bedeutend wechseln kann. Viele Pflanzen, namentlich Culturpflanzen wie Antirhinum, Pentstemon, zeigen bei Untersuchung einer grösseren Anzahl von Blüthen fast stets verschiedene Ausbildung der verkümmernden Organe, so dass diese in dem einen Falle kaum mehr wahrnehmbar sind, während sie in anderen Fällen nahezu normale Ausbildung erreichen. Goebel bemerkt in dieser Beziehung: „dass „normal" verkümmerte Organe gelegentlich sich entwickeln, ist häufig genug. Bei Vergleich einer grösseren Anzahl von Veronicablüthen wird man selten solche mit mehr als zwei Staubblättern vermissen".[1])

Abgesehen von dem einen Verhältnisse, wo sich die ganze Blüthenanlage sehr frühe schon so gestaltet, dass von der äusserlich sichtbaren Anlage des einen oder anderen späteren Organes nicht mehr die Rede sein kann (z. B. das median hintere Staubblatt der Labiaten), trifft man bei den Randblüthen der Compositen, wie Köhne in seiner Arbeit über die Blüthenentwickelung der Compositen gezeigt hat, noch die allererste Anlage der Staubblätter in der Form kleiner Höckerbildungen, die aber nicht wieder ganz unterdrückt werden, wie der Verfasser meint, sondern so minimal bleiben, dass sie sich in der fertigen Blüthe kaum mehr von dem umgebenden Gewebe abheben. Auch bei Acanthus mollis besteht nach Payer ein ähnliches Verhältniss für das fünfte Staubblatt: „Il y a toujours cinq étamines à l'origine et elles alternent avec les petales. Mais de ces cinq étamines l'une avorte presque aussitôt après sa naissance". Aehnlich verhält es sich auch in den Randblüthen von Viburnum Opulus, bei dessen Gartenform sterile, bei Viburnum tomentosum und seiner var. plicatum. Die Staubblätter sind dabei noch angelegt in Gestalt kleiner, rundlicher Höcker, die in der fertigen Blüthe dem blossen Auge kaum mehr sichtbar sind.

Ein Schritt weiter ist dann der, dass sich dieses erste Entwickelungsstadium sichtbar erhält. Das Primordium bildet sich und bleibt weiterhin bestehen ohne besonderes Grössenwachsthum, so dass dies fertige Gebilde die Gestalt einer mehr oder minder abgerundeten, kleinen

1) Pflanzenbiologische Schilderungen I p. 18.

Keule besitzt, gebildet aus parenchymatischem Gewebe, dessen Zellen im Stieltheile meist noch etwas gestreckt erscheinen, während sie im oberen Theile mehr abgerundet sind und in ihrer Convergenz nach einem Mittelpunkte, der meist etwas seitlich herabgeschoben ist, zeigen, dass hier der Vegetationspunkt stehen geblieben, indess sich die umgebenden Zellen noch ein wenig weiter ausgebildet haben, aber ohne dass irgend eine Anlage des Archespores zu finden wäre. So findet es sich bei den Staminodien von Streptocarpus, Tetranema mexicanum, Russelia, Monarda, Martynia u. a. In manchen Fällen wird dann dies Gebilde auf dem sich verlängernden Stiele mehr oder minder in die Höhe gehoben wie die vorderen Staminodien von Gratiola, bei Eccremocarpus scaber, Catalpa; oder es erfährt eine weitere Umbildung durch Verbreiterung seines Stieltheiles, so dass dann das ganze Gebilde eine mehr dreieckige, flach blattartige Gestalt annimmt, wie die Staminodien von Linum, Erodium und zum Theil auch bei Gesneraceen.

Eine andere Stufe der Umbildung besteht weiterhin dadurch, dass sich die eine oder andere Zelltheilung, welche sonst zur normalen Staubblattbildung führt, einstellt, das Staminodium aber auf dieser unterbrochenen Stufenreihe stehen bleibt. Dabei nun sind grosse Verschiedenheiten möglich. Es kann sich nur mehr die Archespormutterzelle differenziren und ohne dass sich die Wandschichten weiter ausbildeten oder in der Archespormutterzelle sich noch weitere Theilungen einstellten, bildet sich das Ganze aus und um, wobei die Archespormutterzelle nur mehr als eine etwas grössere, mit Plasma reicher gefüllte Zelle kenntlich bleibt.

Fig. 1. Cassia occidentalis L. Querschnitt durch das fünfte episepale Staubblatt, wo die Wandschicht nur mehr eine Zellreihe gebildet, während das Archespor A völlig ungetheilt blieb. Vergrösserung 670/2.

Des Oefteren aber treten noch mehr Theilungen auf und man kann ein Stillestehen der Entwickelung auf allen Stadien der normalen Theilung finden. Nach Aussen hin zeigen sich dann diese Bildungen durch die entsprechenden Einschnürungen an den Primordien, sei es nun ganz nach Art der Staubblätter, wie z. B. bei Boronia aus der Gruppe der Heterandrae, wo die Staminodien so sehr in der äusseren Gestalt Staubblättern ähnlich sehen, dass sie vielfach als die grösseren, längeren Staubblätter betrachtet wurden, oder auch in geringerem Masse, wie es z. B. bei Antirhinum oft der Fall ist. Bei Boronia megastigma Nees. weisen Staubblatt und Staminodium auf gleich junger Entwickelungsstufe die gleichen Zelltheilungen auf, nur ist beim Staminodium das Archespor

bereits merklich kleiner und verändert sich im Laufe der Ausbildung das ganze Gebilde durch wiederholte Theilungen so, dass im fertigen Staminodium keine Aehnlichkeit der Zelltheilung mit dem Staubblatt zu sehen ist.

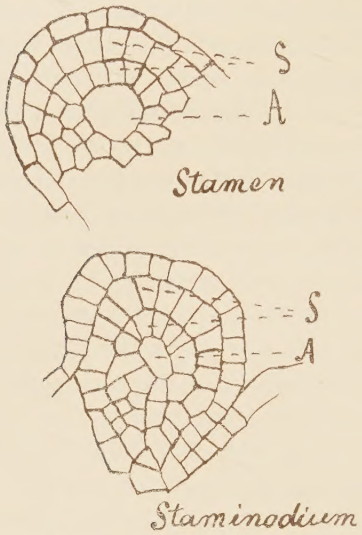

Fig. 2. Boronia megastigma Nees. Querschnitt durch Staubblatt und Staminodium; S die Schichtzellreihen, A das Archespor. Vergr. 500.

Ebenso fanden sich bei Cassia occidentalis, Antirhinum majus, Pulsatilla in den Staminodien noch vielfach die Zelltheilungen, welche der Schichtzellenbildung entsprechend sind, aber das Archespor trat nicht mehr deutlich und auffällig hervor, sondern war in seiner Grösse den Zellen der Umgebung gleich. Bei Pulsatilla vulgaris liess sich ferner ein Fall beobachten, wo sich alle normalen Zelltheilungen eingestellt hatten, aber nachträglich hatten sich Endothecium, Schicht- und Tapetenzellen auffällig vergrössert, während das Archespor verhältnissmässig klein geblieben war und weitere Theilungsvorgänge in ihm nicht mehr eingetreten waren.

In einem anderen Falle zeigte das Staminodium von Pulsatilla vulgaris noch das Endothecium mit ausgebildeten Verdickungsleisten, eine Schichtzellenreihe ohne Tapetenzellen und inmitten ungetheilt das Archespor als eine auffallend grosse, plasmareiche Zelle mit sehr grossem Zellkerne.

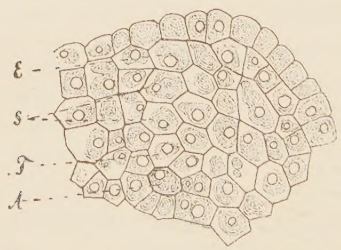

Fig. 3. Pulsatilla vulgaris Mill. Querschnitt durch ein Staminodium; A Archespor, T Tapetenzellreihe, S Schichtzellen, E Endothecium. Vergr. 670/2.

Cassia occidentalis wies den Fall auf, dass sich die Schicht- und Tapetenzellreihen durch radiale und tangentiale Wände so zahlreich vermehrt hatten, dass das Archespor aus seiner normalen Lage verdrängt wurde und sich an Grösse kaum mehr von den übrigen Zellen unterschied.

Aehnlich war es bei Boronia heterophylla. Die Schichtzellen hatten sich bedeutend vermehrt und vergrössert und dadurch das Archespor zur Seite gedrängt und verkleinert,

so dass es unfähig wurde zur Pollenbildung oder in einem beobachteten Falle nur eine geringe Anzahl von Pollenkörnern (etwa 16) bilden konnte.

Als nahezu völlig normale Ausbildung dürfen wir wohl jene Fälle bezeichnen, wo die Antheren sich regelmässig bilden, aber um ein Bedeutendes kleiner bleiben als die vollständig normalen, wie es bekannt ist von Cassia, Salvia officinalis, Calceolaria chelidonoides u. a. Commelina coelestis besitzt nur mehr zwei ganz kleine Antheren an seinen Staminodien und bei Salvia verticillata fand sich einmal an der sonst sterilen Staubblatthälfte ein kleines Loculament ausgebildet mit wenig normalen Pollenkörnern. In jenen Fällen, wo das Staminodium zum Secretionsorgane wird, stellt sich ebenfalls eine der normalen Archesporbildung gleichende Zelltheilung ein, aber diese Theilung strebt zuletzt in entgegengesetzter Richtung der Epidermis zu und es nehmen dann manchmal auch noch die Epidermiszellen an dieser Umbildung Theil, indem sie sich verlängern und so die Ausführungsgänge für das Secret werden (Cassia, Pulsatilla).

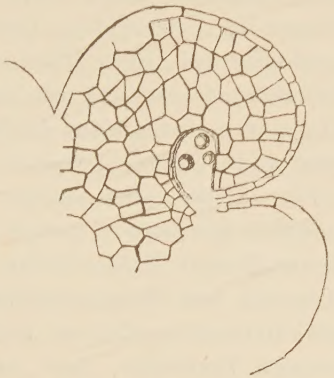

Fig. 4. Boronia heterophylla F. Müll. Querschnitt durch ein Staminodium mit rudimentär kleinem Loculamente. Vergr. 670/2.

Als weitgehendste Umbildung muss wohl jene Erscheinung betrachtet werden, wo die Staminodien zu petaloiden Gebilden werden, in denen keine oder nur undeutliche Spuren von irgend einem Reste der Antherenbildung wahrzunehmen sind (Scrophularia, Erodium, Trollius u. a.).

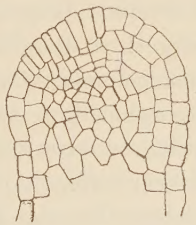

Fig. 5. Cassia occidentalis L. Längsschnitt durch das fünfte episepale Staubblatt, um das Sekretionsgewebe zu zeigen. Vergr. 500/2.

Was nun den Zweck betrifft, welchen die Staminodienbildung anstrebt, so stehen sich zwei Ansichten gegenüber. H. Müller[1]) und Heinricher[2]) bezeichnen sie als nutzlose Organe, während Kerner v. Merilaun sagt: „Ich leugne, dass von einer Pflanzenart irgend etwas aufgebaut wird, was für sie nicht von Vortheil, was nicht geradezu nothwendig ist. Auch jene Organe, welche man so häufig als „verkümmert“ bezeichnet, sind für das Leben der Pflanze nicht

1) Schenk, Handbuch der Bot. I. Band.

2) Oesterreich. bot. Zeitschrift 1894 Nr. 2.

bedeutungslos, werden vielmehr gerade in dieser nur scheinbar verkümmerten Form zur Wohlfahrt des Ganzen ausgebildet und könnten ohne Nachtheil nicht entbehrt werden". Die Frage in bestimmter Weise zu entscheiden, dürfte wohl vorab noch unmöglich sein, da einerseits bei vielen Pflanzen eine genaue, directe Beobachtung der Bestäubungsvermittelung, um die es sich bei den meisten derartigen Organen wohl handeln dürfte, sehr erschwert ist und anderseits sich eine feste Grenze zwischen Hemmung und Umbildung nicht ziehen lässt. Sicher aber scheint zu sein, dass diese Erscheinungen in gewisser Correlation stehen mit dem Bau des ganzen Blüthenstandes. Einen Beweis dafür liefern jene Beobachtungen, wo festgestellt ist, dass mit dem Regelmässigerwerden des Blüthenbaues auch die sonst verkümmernden Organe regelmässiger, ja normal werden; und die weitere Thatsache, dass constante Umbildungen ausschliesslich nur bei Insektenblüthlern beobachtet wurden, während Hemmungen auch bei Windblüthlern sich finden. Somit halte ich die Annahme, dass den umgebildeten Staubblättern eine für den Zweck der ganzen Blüthe nützliche Aufgabe zugefallen ist, für berechtigt, wenn wir auch in manchen Fällen dieselbe noch nicht klar erkennen können. Als solche Aufgaben möchte ich nun bezeichnen: Vergrösserung des Schauapparates, mechanische Zwecke besonders die Direction des Bestäubungsvermittlers, und die chemische Aufgabe der Secretlieferung — dreierlei Zwecke, die getrennt für sich bestehen können, aber auch vereint bei demselben Organe vorkommen. Für die Staminodien von Loasa hispida L. z. B. gibt Urban[1]) an, dass die drei äusseren eines jeden episepalen Staminodienbündels zu einem mit den Petalen abwechselnden Honigbehälter umgebildet werden, während die zwei inneren, aus breiterer Basis allmählich pfriemenförmig zugespitzten, schwach S-förmig gekrümmten Staminodien als ein Schopf von 10 bleichrosa gefärbten Fäden über der Mitte des Sternes hervorragen. Sie dienen im ersten Stadium der Anthese theils durch ihre Färbung als Anlockungsmittel, theils als Schutzdach für die jugendliche Narbe, theils als Stützpunkt für das besuchende Insekt; weiter unterwärts geben sie dann noch dem Rüssel der Besucher die Direction nach dem Honig hin. Ihre wichtigste Aufgabe aber besteht wohl darin, dass sie in den nach abwärts gerichteten Blüthen das Herauslaufen des Honigs verhindern, zu welchem Ende sie auf dem Rücken mit feinen, papillenförmigen Haaren dicht besetzt sind.

---

1) Jahrb. d. k. b. Gartens IV. Bd. 1886 p. 373.

Darauf hingewiesen sei hier auch, dass bei Blüthen mit vielen Staubblättern und Staminodien der Uebergang von einem zum anderen nur ein allmählicher ist: Reduction der Antherenfächer in Grösse und Zahl, einseitige Ausbildung derselben, Verschiebung aus der normalen Lage sind solche Uebergangsformen, wobei dann noch vielfach Veränderungen der Gefässbündel, Filamente und Connective sich einstellen. Schliesslich sei noch bemerkt, dass in jenen Fällen, wo noch Pollen in den reducirten Staubblättern gebildet wird (Cassia, Commelina, Salvia officinalis u. a.), derselbe immer in gleicher Grösse wie in den vollständig normalen Staubblättern auftritt, wenn auch oft mit beträchtlicher Verminderung der Anzahl der einzelnen Pollenkörner. Bei Cassia occidentalis z. B. trieben die Pollenkörner aus den kleineren Staubblättern in 10proc. Zuckerlösung ebenso Pollenschläuche wie jene aus den grösseren Staubblättern.

Nach diesen mehr allgemeinen Bemerkungen will ich zur Beschreibung der einzelnen untersuchten Fälle übergehen.

Acanthaceae. Hiebei sind nach Eichler fünf Staubblätter typisch, aber normal wenigstens das eine unpaar-hintere staminodial oder fehlend. Bei vielen untersuchten Arten war nichts mehr von einem fünften rudimentären Staubblatt wahrzunehmen, bei anderen dagegen liess es sich deutlich beobachten. Bei Aphelandra aurantiaca Lindl. ist das Staminodium meist ein ganz kleines Gebilde, das nach Art der Staubblätter und in fast gleicher Höhe mit ihnen ziemlich breit inserirt ist und dann mit einer kleinen Krümmung ganz spitz verläuft, mit einer einzigen periklinen Zellreihe als letzte Spur eines Archesporanfanges. Doch finden sich auch Blüthen, in denen das Staminodium ungefähr die halbe Länge der Staubblätter erreicht, ohne dass auch in diesen Fällen eine deutlichere Anlage der Antheren zu sehen wäre.

Bei *Barleria strigosa Willd.* dagegen ist das Staminodium weiter ausgebildet. Es hat seine Stellung in der Mitte der beiden kürzeren Staubblätter und ist diesen sehr ähnlich gebaut: das Filament wenig behaart, die äussere Form der Antheren noch deutlich sichtbar, aber kleiner. Im Querschnitt zeigen sich noch die Anfänge zur Archesporbildung durch die periklinen Zellreihen, aber zur Ausbildung des Archespores kam es nicht mehr. Die beiden hinteren, kürzeren Staubblätter fand ich bei den wenigen Blüthen, die mir zur Verfügung standen, stets nach der Art der normalen Staubblätter ausgebildet mit weniger, aber normalen Pollen.

Bei *Barleria flava Jacqu.* finden sich die drei Staminodien als etwa 0,5 mm lange dreieckige Spitzchen aus gleichmässig viereckigen

Zellen bis oben gebildet ohne irgend eine Andeutung einer restigen Antherenanlage. Die Gebilde sind an der Spitze mit ungefähr 1 mm langen Haaren besetzt und fügen sich demgemäss in den Haarkranz genau ein, der den untersten Theil der Kronenröhre verschliesst. Bei *Eranthemum nervosum R. Br. (Daedalacanthus nervosus T. Anders)* sind die beiden oberen Staubblätter staminodial ausgebildet. Sie haben die Form einer kleinen, oben rundlich verdickten Keule und sind in ihrem ganzen Baue aus mehr gleichmässigen, gestreckt viereckigen Zellen zusammengesetzt bis zur Spitze, wohin auch der kleine Gefässbündel sich noch zieht. An den beiden Stellen, wo die kleinen Ausbuchtungen sich finden, besteht ein Rest der Archesporanlage indem bogenförmig sich zwei deutliche, perikline Zellreihen finden, die nach unten zwei bis drei grössere Zellen einschliessen, welch' letztere sich dann an die senkrechten Zellreihen des übrigen Theiles anschliessen. Ich halte es für wahrscheinlich, dass diese beiden Staminodien im Verein mit der Drehung des Pistilles von rückwärts nach vorne zur Direction der Insekten dienen, da sie bei dem mit regelmässigerer Blumenkrone ausgestatteten E. tuberculatum Hock. fehlen, doch tritt auch Selbstbestaubung ein gegen Schluss der Blüthezeit durch Anlegen der Narbe an eines der Staubblätter.

Atragene alpina L. Hier finden sich von Innen nach Aussen alle Uebergänge vom Staubblatt zum petaloiden Staminodium. Erst verbreitert sich das Filament und das darin verlaufende Gefässbündel wird grösser und verzweigt sich, die Antheren werden mehr und mehr in die Höhe gerückt und seitlich gedrängt durch Verbreiterung des Connectives und abnehmend kleiner, aber noch mit normalem Polleninhalt. Schliesslich deutet nur mehr eine kleine, etwas verdickte, pollenlose Stelle die Anlage der Anthere an, bis zuletzt ein rein petaloides Staminodium gebildet wird. Die von H. Müller[1]) angegebene Einrichtung zur Fremdbestäubung, dass nämlich die Carpiden sich so weit über die Staubblätter erheben sollten, dass ein Auffangen des Pollens der gleichen Blüthe unmöglich sei, konnte ich nicht beobachten. Die Bienen, welche zahlreich die Blüthen besuchten, bohrten sich seitlich zwischen den Staubblättern ein, ohne die Carpiden zu berühren, und der durch diese Bewegung ausgeschüttelte Pollen konnte leicht die Narben der eigenen Blüthen bestäuben. Auch so reift das grosse Exemplar des hiesigen botanischen Gartens alljährlich reichliche, keimfähige Früchte.

1) Alpenblumen p. 124.

Bignoniaceae. Catalpa bignonioides Walt. mit grossen, weissen blaugetupften Blumenblättern, deren fünf Zipfel sich zweilappig trennen, besitzt zwei Staubblätter und drei Staminodien. Schon bei den normalen Staubblättern differenzirt sich das Zeilgewebe der Archesporanlage nur wenig von dem sterilen Gewebe und ist nur durch den auffälligen Plasmagehalt erkenntlich. Immerhin aber kann man auch in den jungen Staminodien reich plasmatische Zellpartien erkennen, welche senkrechte Zellwände durch zwei Periklinen zeigen, und besonders das mittlere der drei Staminodien zeigt oftmals auch äusserlich noch die allgemeinen Umrisse der Staubblätter. Die Staminodien stehen — die zwei seitlichen mit ihrem gebogenen Filamente sich über dem Pistille kreuzend und das hintere sich quer darüber legend — so, dass sie ein aus drei Balken gebildetes Dach bilden, welches dem besuchenden Insekte den Eintritt verwehrt und es so direct auf die untere etwas ausgebauchte Seite zum Nektarium leitet. Da die Blüthe stark proterandrisch ist, so dass die Antheren schon offenen Pollen darbieten, noch ehe die Blumenblätter sich entfaltet haben, während das Pistill sich erst nach dem Abstäuben der Antheren abwärts neigt bis über die Mitte des Blütheneinganges, so ist Kreuzungsvermittelung nothwendig, welche im hiesigen botanischen Garten mit Erfolg durch die Honigbiene bewirkt wurde. Kopf und Mesothorax des Insektes wurden dabei dicht mit Pollen bepudert. Die Saftmale, welche anfangs durch ihre gelbe Färbung stark von dem blaugetupften, weissen Blumenblatt sich abheben, nehmen bald nach der Bestäubung von Aussen nach Innen zu eine bräunliche, von der übrigen Färbung nicht mehr abstechende Farbe an. Zwei Hummelarten versuchten ebenfalls in die Blüthen zu dringen, aber der Eingang war ihnen zu enge, Wespen und Pieriden flogen, die zahlreichen Blüthenstände nicht beachtend, vorüber. Auch die Honigbienen nahmen oft mit dem Secrete der Kelchblätter an den ungeöffneten Knospen vorlieb, ohne die geöffneten Blüthen zu besuchen.

Bei einer anderen untersuchten Bignoniacee *Eccremocarpus scaber Ruiz et Pav.* befindet sich das Staminodium ganz auf der Stufe des Primordiums, ein ganz kurzes, kegelförmiges Gebilde, das oftmals kaum mehr zu sehen ist. Einmal war auch das dritte Staubblatt zu ähnlicher, nur etwas gestielter Form reducirt.

Boronia crassifolia Bartl.; elatior Bartl.; heterophylla F. Müll.; megastigma Nees. Vier Vertreter der Gruppe Heterandrae, von denen Bentham in seiner Flora australensis[1]) sagt: „Sepaline anthers different

1) p. 307 ff.

from the others and often imperfect". Ich habe nun bei all diesen untersuchten Arten gefunden, dass die episepalen Staubblätter als Staminodien betrachtet werden müssen; sie haben wohl noch die äussere Gestalt der Staubblätter, sind aber um ein Bedeutendes grösser als die normalen inneren, stehen auf längerem Filamente mehr aufrecht in der Blüthe, während die eigentlichen Staubblätter auf gekrümmtem Filamente mehr unter der Narbe verborgen liegen, und unterscheiden sich auch durch ihre purpurne bis dunkelbraune Färbung. Sie sind regelmässig pollenlos; unter mehr als hundert untersuchten Blüthen fand sich nur ein einziges Mal ein kleines Loculament mit wenig Pollen ausgebildet. Wie schon im allgemeinen Theile hervorgehoben wurde, durchlaufen die Staminodien genau die Anfangszelltheilungen der normalen Staubblätter, aber dann entwickelt sich das Archespor nicht weiter, sondern durch vermehrte Zelltheilungen wird ein homogenes Gewebe gebildet, das im fertigen Zustande keine Aehnlichkeit mehr besitzt mit dem normalen Staubblatt. Gegenüber den Angaben von Baillon und Eichler, dass die epipetalen Staubblätter die antherenlosen, sterilen seien, sei bemerkt, dass es stets die episepalen sind, welche staminodial werden auch bei crassifolia, wo auch Bentham bemerkt: „Stamens 4 opposite the petals shorter and less perfect." Die Aufgabe dieser Organe dürfte vielleicht darin zu suchen sein, dass sie als besondere Duftorgane für die Pflanze umgebildet wurden, wofür der reiche Inhalt an Oeltröpfchen spricht.

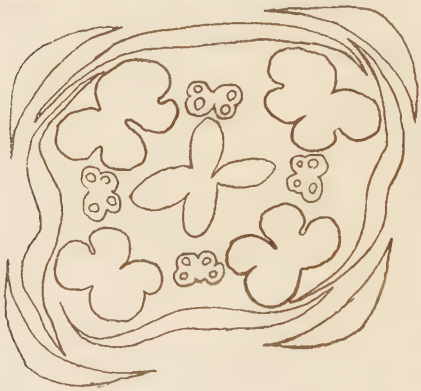

Fig. 6. Boronia crassifolia Bartl. Blüthenquerschnitt um Lage und Grössenverhältniss der Staminodien zu zeigen. Vergrösserung 30.

Cassia occidentalis L. Eine in der Ausbildung des Androeceums sehr wechselnde Caesalpiniacee, indem nur zwei Paar Kronstaubblätter sich ausbilden können oder auch die fünf Kronstamina und zwei Kelchstamina fertil werden können, wenn auch durch ungleiche Grössenverhältnisse sehr verschieden. In all den reducirten Staubblättern nun war stets eine der Archesporbildung ähnelnde Differenzirung der Periblemschicht durch zwei bis drei perikline Theilungen nachweisbar. Selbst das am meisten reducirte fünfte episepale Staubblatt zeigt in jungen Stadien diese Theilungen, die sich indess später zu einem

Drüsengewebe umformen, wie auch in all den übrigen Staminodien jene Zellpartien, wo diese Theilungen eingetreten waren, im ausgewachsenen Zustande ganz das Aussehen von Drüsenpartien boten. Da zudem noch zwischen den Staubblättern auf dem Blüthenboden sich kleine, aber wohl entwickelte Drüsen finden, so braucht das besuchende Insekt nicht bloss Pollen zu nehmen, wie H. Müller angibt, sondern es kann auch anderweitige Beköstigung finden. Uebergänge liessen sich insoferne leicht nachweisen, als Staminodien noch ganz die äussere Form kleiner Staubblätter tragen, ohne im Innern irgend Pollen zu bilden, und anderseits auch Staubblätter auftreten, welche noch das eine oder andere Loculament ausgebildet haben, während die übrigen noch eine Reihe entsprechender Zelltheilungen aufweisen, ohne dass Pollen wirklich gebildet worden wären.

Ebenso verhielt es sich mit der Bildung der Staminodien bei den übrigen untersuchten Arten: C. acuta Meyen, Reinwardtii Hassk., Sophera L. und Tora L.

Commelineae. Es gelang mir nicht, infolge des fehlenden Materiales, bei *Commelina coelestis Willd.* die Bildung der Staminodien bis in die jüngste Entwickelungsstufe zurück zu verfolgen, aber so viel scheint mir gewiss zu sein, dass eine Correlation zwischen den normalen Staubblättern und den umgebildeten besteht. Letztere sind bekanntlich Gebilde, welche vier rundliche Ausbuchtungen zeigen, von denen die einen mehr in die Länge gestreckt sind, während die anderen mehr kugelige Gestalt besitzen. Zwischen je zweien dieser Gebilde sitzt eine kleine Theke mit Pollen. Aehnlich zeigen aber auch die normalen Staubblätter, etwas tief bei den Antheren quer geschnitten, bereits die Anlage dieser Ausbuchtungen, nach vorne mehr rundlich gestaltet, nach rückwärts spitz verlaufend. Es scheint mir nun wahrscheinlich, dass in den Staminodien diese Ausbuchtungen erweitert und vergrössert werden, während die Anthere reducirt wird. Ihre Aufgabe ist, wie H. Müller angibt, die Vergrösserung des Schauapparates durch die goldgelb gefärbten Staminodien auf dem dunkelblauen Hintergrunde der Petalen. Der Pollen aber ist gegen seine Angabe dem Pollen der normalen Antheren gleich, wenn auch in viel geringerer Anzahl gebildet. Bei *Tinnantia fugax Scheidw.* sind die drei oberen Staubblätter nur etwas mehr gebuchtet als die drei tiefer liegenden, aber überall vier Loculamente mit gleichmässigem Pollen.

Dalechampia Rözliana Müll. Arg.[1]) Eine Euphorbiacee mit drei tiefstehenden weiblichen Blüthen und mehreren oberhalb befindlichen

1) Urban, Jahrbuch des k. bot. Gartens IV 1886, p. 254.

männlichen Blüthen. Der hintere Theil der männlichen Inflorescenz aber stellt ein gelb gefärbtes Polster dar, welches aus kleinen, stumpfen, dicht gedrängten Stäbchen besteht, die in grosser Anzahl flachblattartigen Organen aufsitzen. Von diesen Organen findet man gewöhnlich zwei auf der Hinterseite mit ihren Rändern nach rückwärts gekrümmt und unterwärts bisweilen mit einander verwachsen, die zwei grösseren rechts und links, nach vorn gekrümmt und gewöhnlich zwei kleinere halb umschliessend, ausserdem noch, weiter nach der Terminalblüthe hin einige kleinere in unbestimmter, aber meist geringerer Anzahl. Ueber die morphologische Bedeutung dieser Gebilde bestehen zwei Meinungen. Baillon hält sie für umgebildete Bracteen, Müller Arg. und Bentham nehmen sie als deformirte männliche Blüthen, Urban nimmt an, dass diese Stäbchen umgebildete Antherenhälften darstellten.

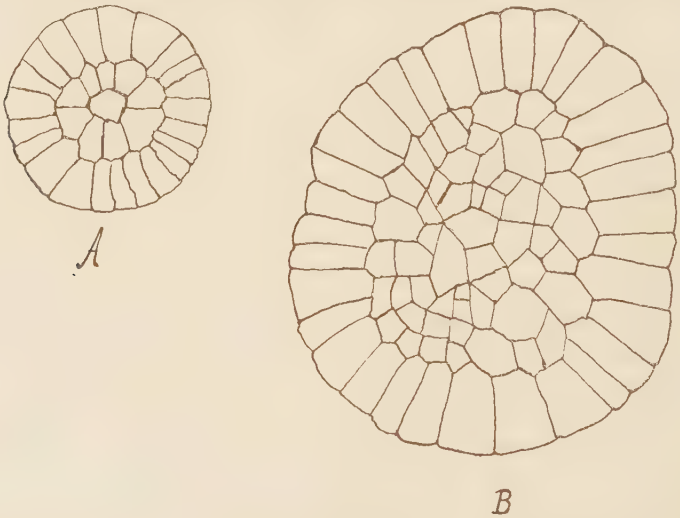

Fig. 7. Dalechampia Rözliana Müller Arg. A Querschnitt durch eine Stipulardrüse an der Seite der Deckblätter; B Querschnitt durch eines der Stäbchen aus dem Drüsenpolster der Blüthe. Vergr. 350.

Nach meinen Untersuchungen möchte ich keiner der beiden Ansichten beipflichten, sondern diese Gebilde als einfache Drüsenemergenzen betrachten, die hier in so grosser Anzahl gehäuft sind, um einerseits den Schauapparat der Blüthe zu vergrössern und anderseits durch reichliche Secretion die Bestäubungsvermittler anzulocken. Die Gründe für meine Ansicht sind: 1. Man kann auch in den jüngsten Stadien der Entwickelung keine Aehnlichkeit in der Zelltheilung finden, welche der normalen Antherenentwickelung entspräche — das später so lang gestreckte Röhrenepithel ist in der Jugend noch nicht besonders auffällig

entwickelt, innerhalb dieser Zellreihe geht dann eine weitere Reihe gleichmässiger Zellen rings um das ganze Gebilde herum, woran sich nach innen zu regellos die weiteren Zellen anschliessen — eine Bildung, welche von der Antherenentwickelung ganz abweicht, aber fast genau gleich ist mit der Bildung jener Stipulardrüsen, die — zu dreien gestielt oder auch fast sitzend — an jeder Seite der grossen Hüllblätter stehen. — 2. Kann man bei Vergleichung mehrerer Dalechampia-Species so ziemlich alle Uebergänge von der einfachen Drüse zu jenen bandartig vereinigten Trägern von D. Rözliana finden. — Bei D. tiliaefolia z. B. sind jene Gebilde hinter der männlichen Inflorescenz auf noch breiteren Trägern vereinigt, aber die einzelnen Zipfel sind länger ausgebildet und weiter nach unten noch getrennt als bei D. Rözliana; bei wieder anderen Arten, D. stipulacea z. B., finden sich neben den Stipulen der Laubblätter noch Drüsengebilde, deren einzelne Träger man sich nur verkürzt zu denken braucht und man hat ganz ähnliche Gebilde, wie in den Blüthen von D. Rözliana.

Wollte man diese Drüsengebilde als umgebildete männliche Inflorescenzen auffassen, so läge die Annahme, dass diese Gebilde umgebildete Perigonblätter darstellten, viel näher als die Annahme umgebildeter Antheren. Einerseits nämlich sind bei D. Rözliana selbst schon die normalen Perigonblätter oben verdickt und von drüsenartigem Aussehen und anderseits findet man Dalechampia-Species, bei denen die Perigonblätter der weiblichen Inflorescenz reichlich an ihren oberen Rändern und den Seiten solche zipfelförmige Drüsen tragen, wie sie bei D. Rözliana sich an den fraglichen Gebilden finden.

Bei *Erodium cicutarium L.* und *E. Manescavi Coss.* ist das Staminodium ein kleines dreiseitig flaches Gebilde, das an seiner Spitze kaum mehr eine Spur von einer Antherenbildung trägt. Die ganze Bildung besteht nur aus zwei Querzellreihen mit einer kleineren mehrzelligen Partie in der Mitte und ist somit dem untersten Theile der normalen Staubblattfilamente entsprechend.

Gesneraceae. Alle die untersuchten Gesneraceen (Achimenes, Gesnera, Columnea, Isoloma, Dicyrta, Dolichodeira, Streptocarpus) stimmen insoferne überein, als das Staminodium auf ein ganz kurzes Gebilde reducirt ist, das in seinem oberen Theile immer noch die ersten Anlagen des Archespores aufweist, was sich in vielen Fällen auch äusserlich durch die stumpf vierkantige Antherenform kund gibt. Das Staminodium steht vor der Ausbuchtung am Grunde der Blumenkrone, wobei es meist mit breiterem Filamente versehen ist, das bei Dolichodeira tubiflora ganz breit dreiseitig geworden ist und den Ein-

gang der Ausbuchtung fast ganz verschliesst. Bei Achimenes wechselt die Grösse des Staminodiums schon bedeutend, es legen sich öfters sogar in der dem Endothecium entsprechenden Zellreihe noch Verdickungsleisten an, und bei Isoloma sp. war das fünfte, sonst staminodiale Staubblatt in vielen Fällen gleich den übrigen normal ausgebildet, ohne dass die übrigen Blüthentheile sich irgendwie verändert hätten. Dasselbe vereinte sich mit den übrigen vier einseitig so, dass noch eine hinreichend grosse Zugangsöffnung für das besuchende Insekt blieb. Die Bedeutung der drei Staminodien von Streptocarpus (Rhexii, Wendlandii und polyanthus Hook.) blieb mir unaufgeklärt, obwohl ihre Stellung in der mittleren Höhe der Blüthenröhre und die Bergung des einen davon in eine kleine Ausbuchtung der Röhre so auffällig ist. Häufig waren die Blüthen gerade in dieser Höhe angebissen und einigemale waren rein weibliche Exemplare mit fünf gleich ausgebildeten Staminodien zu beobachten.

Hydrocleis nymphoides Buchenau. Eine Butomacee mit drei leichtvergänglichen, gelben Blumenblättern, die an ihrem Grunde je ein grosses, schwarzes Mal besitzen. Die scheinbar in drei Kreisen angeordneten Staubblätter sind hellgelb, während die äusseren Staminodien eine bräunlich-bläuliche Färbung besitzen.[1]) In diesen Staminodien war kaum ein Rest einer Antherenanlage nachzuweisen. Eine Zelle der äusseren Periblemschicht an der Stelle, wo die Antheren sich bilden sollten, war wohl oft grösser und hatte sich noch ein bis zwei Mal getheilt, aber ob das wirklich der Rest einer Archesporanlage sein könnte, wurde nicht klar, zumal auch bei der Bildung der normalen Anthere das sporogene Gewebe sich nicht gerade stark vom sterilen unterscheidet. Uebergänge vom Staubblatt zum Staminodium dadurch, dass nur mehr die eine Antherenhälfte sich fertil entwickelt, hat Ronte bereits verzeichnet. Die Filamente der Staubblätter sowie die Staminodien sind durchzogen von zahlreichen Intercellularräumen — meist je ein grösserer zu beiden Seiten des rautenförmig gedrückten Filamentes, mehrere kleine auf der Seite des Perianthes und wenige kleinere auf der Seite der Carpelle. Neben dem von Ronte bereits angegebenen Zwecke, dass diese Staminodien als strahlenförmiges Nectarium anzusehen seien, dürfte wohl die Bildung der zahlreichen Staminodien mit ihrer verschiedenen Färbung auch bedeutend dazu beitragen, dass der Schauapparat der ganzen Blüthe vergrössert wird,

---

1) Ueber die Blüthenentwickelung vergleiche man H. Ronte, Beiträge zur Kenntniss der Blüthengestaltung einiger Tropenpflanzen, Flora 1891 p. 507.

indem die dunkleren Staminodien von den hellgefärbten Blumenblättern sich stark abheben.

Labiatae. Salvia glutinosa officinalis, patens, pratensis, Sclarea, silvatica, splendens, verticillata. Ueber die Salvienblüthe ist bereits viel geschrieben worden und doch haben kaum zwei Autoren (Correns und Bentham) der Staminodien Erwähnung gethan und ebenso fand sich kein Bericht über den inneren Zellenbau der sterilbleibenden Antherenhälften. Letztere bilden nämlich gleich dem normalen Theile noch die Anfänge zu einem Archespor. Ziemlich lange ist in dem sich entwickelnden Staubblatt auch im sterilen Theile ein Kreis grösser, mit Plasma reich gefüllter Zellen erkennbar, bis erst gegen Schluss der Entwickelung das Gewebe ein homogenes wird. Indess scheint die Zelltheilung meist nicht über die ersten zwei Periklinen hinauszugehen; die hypodermale Zellschicht bildet dabei noch öfters Verdickungsleisten aus, wenn auch in schwächerem Grade als das normale Endothecium. Ein Beweis für diese Anfangsbildung eines Archespores liegt auch darin, dass S. verticillata einmal auch in der sonst sterilen Hälfte ein kleines, mit wenig Pollen besetztes Loculament ausgebildet hatte.

Die eigentlichen Staminodien zeigen ebenfalls noch die Anfänge der normalen Staubblattbildung, wenn sie auch sehr bald auf diesem Wege stehen bleiben. Bei all den untersuchten Arten bilden die Querschnitte jugendlicher Stadien im Allgemeinen ein mehr dreieckig-rundliches Gebilde, wenn sie auch nach den einzelnen Arten kleine Unterschiede bieten. An der einen breiteren Seite zeigen sich mehrere Zellreihen mit senkrecht aufeinander stehenden Wänden, während auf der anderen Seite nur eine oder zwei grössere Zellen gebildet werden. Auf letzterer Seite streckt sich dann das Gebilde, indess dasselbe auf der anderen Seite mehr abgerundet wird, und es zeigt sich in der Form allmählich deutlicher, dass auch das Staminodium nach dem Principe der Staubblätter angelegt ward, also eigentlich ein doppelter Hebelapparat, wenngleich der eine, rudimentär und viel kleiner, in der Salvienblüthe zu finden ist. In den grossblüthigen Formen von S. pratensis und in den am weitesten ausgebildeten Staminodien von S. glutinosa ist dies schon mit blossem Auge zu bemerken. Als Aufgabe der Staminodien mag zu betrachten sein, dass sie als Wegweiser für das besuchende Insekt dienen. Sie stehen nämlich gleich unter dem Eingange der Blüthenröhre und convergiren nach der Mitte zu, um so den empfindlichen Insektenrüssel in der Mitte hinabzuleiten. Bei S. glutinosa jedoch weichen sie von dieser Stellung ab und legen sich

mit ihrer breiteren Fläche dem Hebelapparate der Staubblätter an, so dass sie gleichsam eine Gegenschlagplatte bilden für den derb gebauten Apparat. Correns[1]) bildet in seiner Arbeit über die Salvienblüthe das Staminodium von S. glutinosa ab; ich glaube aber, dass diese Form, so häufig sie auch vorkommt, nicht die am besten ausgebildete ist. Bentham sagt ferner von diesen Staminodien: Stamina superiora vix abortientia at parva, abbreviata, antheris sagittaeformibus, subcassis.[2]) In den am besten ausgebildeten Staminodien dieser Art fand ich allerdings auch des öfteren einen durch zerrissene Zellen begrenzten Hohlraum auf der rundlich breiteren Seite desselben, aber niemals Pollen darin und auch niemals Verdickungsleisten des Endotheciums, so dass ich es weniger für eine ausgebildete Anthere als für eine Drüsenumbildung halten möchte, zumal die umgebenden Zellen so eigenthümlich papillös gestaltet sind.

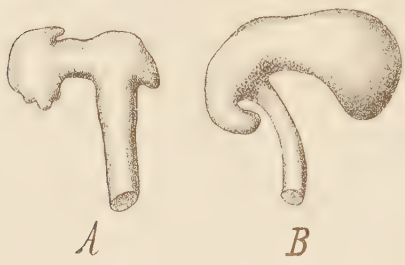

Fig. 8. Staminodien von S. glutinosa (A) und S. pratensis (B). Vergr. 10.

Rosmarinus officinalis L. zeigt zwei Staminodien von hammerförmiger Gestalt, auf der einen Seite rundlich geschlossen, an der anderen spitz verlaufend. Letzterer Theil entspricht in seiner ganzen Zellbildung genau dem verkümmerten Theile der normalen Staubblättter. Die Entwickelungsgeschichte der Staminodien konnte ich leider aus Mangel am nöthigen Materiale nicht verfolgen.

Linum usitatissimum L. Die Staminodien sind kleine, dreieckig zugespitzte, flache Gebilde zwischen den normalen Staubblättern, bald länger, bald kürzer und manchmal auch etwas verdickter, aber ohne eine nachweisbare Spur einer anfänglichen Archesporanlage.

Melandrium album und *rubrum Garke.* Die weiblichen Blüthen zeigen die Staubblätter noch ganz vollständig angelegt, auch mit den entsprechenden Anfangstheilungen zur Archesporbildung. Sie stehen als kleine, den normalen jugendlichen Staubblättern in der Form gleiche Gebilde auf dem Nectariumkranze, ohne Polleninhalt. Nach Schwendener werden sie durch das heranwachsende Gynaeceum zur Seite gedrückt und in ihrer Ausbildung gehemmt.

---

1) Correns, Zur Biologie und Anatomie der Salvienblüthe in Pringsheim's Jahrb. XXII p. 118.

2) Prodromus p. 276.

Morina longifolia Wall. Die beiden Staminodien sind kleine kurze Gebilde, welche noch die äussere Form der Antheren tragen. Der Anfang einer Archesporbildung durch mehrere Periklinen ist noch sichtbar; dabei ist das eine Staminodium häufig noch etwas weiter entwickelt als das andere, und auch etwas höher inserirt. Bei den innersten Blüten der einzelnen Quirle verkümmern theilweise auch die sonst normalen Staubblätter, so dass noch die Anlage des Archespores bis zur Theilung der Pollenmutterzellen zu finden ist, aber der Pollen doch nicht mehr gebildet wurde.

Onagraceae. Clarkia pulchella Pursh. Die vier epipetalen Staubblätter sind um die Hälfte kleiner als die episepalen und stehen tiefer, aber sie sind niemals ganz steril. Die Zelltheilungen gehen entsprechend der normalen Antherenbildung vor sich, schreiten aber nicht immer bis zur wirklichen Pollenbildung vor, indem das Archespor in der Entwicklung stehen bleibt, so dass häufig eine Reduction der Loculamente zu beobachten ist. Oftmals ist nur ein Loculament mehr ausgebildet, aber auch hinwiederum zwei und drei, oder auch alle vier, aber in ihrer Grösse und der Anzahl der gebildeten Pollenkörner wechselnd.

Lopezia coronata Andr. Bei den zu einem Ausstreueapparate umgebildeten petaloiden Staminodium war keine Spur einer Archesporbildung mehr zu entdecken. Penzig jedoch gibt in seiner Teratologie[1]) an, dass hier das eine oder andere der normal unterdrückten seitlichen Staubblätter gut ausgebildet gefunden wurde, entweder fertil oder als petaloides Staminodium, während auch das vordere Staminodium Antherenbildung zeigte, so dass in einer Blüthe bis zu drei fertile Staubblätter gezählt werden konnten.

Pulsatilla alpina, patens, pratensis, vernalis, vulgaris Mill. Alle Autoren (Goebel in Pringsheim's Jahrb. 17; Prantl, Morphologie und Systematik der Ranunculaceen in Engler bot. Jahrb. 17; Schulz in Bibliotheca regia 1890 und H. Müller, Alpenpflanzen) weisen bei Besprechung der Pulsatilla auf die zu Nectarien umgebildeten Staubblätter hin, nur hat Schulz den allmählichen Uebergang der Staubblätter in Staminodien bestritten. Meine Untersuchungen bestätigen die Angabe Goebel's, dass alle Uebergänge vorhanden sind. Man trifft Staubblätter mit vier normalen Antheren, aber sie sind bereits kleiner als die weiter nach innen gelegenen Stamina; man trifft Uebergangsformen mit drei, zwei und einem Loculamente, bis schliesslich

1) I p. 487.

ein volles Staminodium sich bildet, das immerhin noch die äussere Form der Staubblätter besitzt. Querschnitte durch solch ein Staminodium zeigen deutlich noch die anfängliche Bildung zur Anthere, aber das eigentliche Archespor bildet sich nicht mehr aus. Die gebildeten Zellen strecken sich vielmehr im mittleren Theile des Organes vom Ende des Gefässbündels aus in die Länge, die Epidermiszellen der obersten Partie wölben sich papillenartig vor und so wird dieser Theil zum hauptsächlichsten Secretionsorte. Manchmal finden sich in der dem Endothecium entsprechenden Zellreihe Verdickungsleisten angelegt, aber in umgekehrter Form wie bei der normalen Anthere. Während nämlich bei dieser die hufeisenförmige Verdickungsleiste ihre geschlossene Rundung an der Epidermis hat, liegt beim Staminodium die Rundung nach innen zu und ist auch etwas schwächer entwickelt.

Trollius europaeus L. Eine Uebergangsform der Staubblätter zu den petaloiden Staminodien war nur ein einziges Mal zu beobachten, indem sich die eine Antherenhälfte noch normal ausgebildet hatte, während die andere Hälfte sich bereits zu einem petaloiden, gekrümmten Staminodientheile entwickelt hatte. In den vollständig petaloiden Staminodien zeigt der Querschnitt manchmal noch eine etwas verdickte Stelle, wo die inneren Zellen sich rund um eine etwas grössere Mittelzelle gruppiren, was vielleicht noch ein letzter Rest der Archesporbildung sein könnte.

Scrophularineae. Antirhinum majus L. und *A. Orontium L.* Das in den Gärten so häufig cultivirte A. majus liefert leicht den Beweis für die verschiedenartige Ausgestaltung des Staminodiums, vom kleinen, unscheinbaren Spitzchen an durch alle Stufen bis zur nahezu völlig normalen Ausbildung. Aber auch bei den kleinsten Formen zeigen Querschnitte durch die Staminodien beider Pflanzen noch die Reste der Archesporanlage durch mehrere Zellreihen.

Calceolaria chelidonoides H. B. et A. K. Dabei sind normal die beiden unteren Antheren um ein Bedeutendes kleiner als die oberen, aber ihr weniger Polleninhalt ist völlig normal.

Collinsia bicolor Benth. und *C. sparsiflora Fisch. et Mey.* Das Staminodium dieser Pflanzen ist ein 1—1,5 mm langes Spitzchen, welches aus rundlichen Zellen gebildet ist und eine papillöse Epidermis besitzt. Eine Andeutung einer Archesporbildung ist nicht mehr wahrzunehmen. Das ganze Gebilde ist zum Drüsenorgane geworden, das bei C. bicolor an der dem Perianth zugewendeten Seite seiner ganzen Länge nach noch eigene Drüsenhaare gebildet hat, die zum Hauptorte der

Secretion werden.[1]) Die Note von Alice E. Keener in the Botanical Gazette 1895 p. 232 bezüglich Collinsia bicolor glaube ich berichtigen zu dürfen. Verfasserin bespricht dort die Blütheneinrichtung der Pflanze und vorab jene nach innen gebogenen, behaarten Zipfel der Filamente des oberen Staubblattpaares und schreibt dann: „The conclusion arrived at after careful study of the question was that their function is to guard the nectar gland. . . . The throat is so large and with such a wide opening that the insect could easely enter and reach the gland without coming in contact with the pollen, were it not for these guards which effectually bar this road to the nectar.“ Die Beobachtung in der Natur zeigt, dass diese haarigen Anhängsel des Filamentes bei C. bicolor — bei C. sparsiflora ist das Filament zu demselben Zwecke nur verbreitert — den Zweck haben, den von der Drüse abgesonderten Nectar aufzufangen, und dass der Eingang in die Blüthe dem Insekt nicht so leicht gemacht ist. Sobald nämlich das Insekt auf die zur Anflugsplatte gebildete Unterlippe sich setzt, um in die Blüthe zu dringen, klappt diese nach unten um, während Staubblätter und Pistill in ihrer Lage verbleiben. Das Insekt ist demnach gezwungen, auf den Sexualorganen sich anzuhalten und auf ihnen den Weg zum Nectar zu nehmen, wobei natürlich die ganze Unterseite seines Körpers reichlich mit Pollen bestäubt wird. Da zudem die Blüthe stark proterandrisch ist und die Narbe sich erst nach dem Abstäuben der Antheren aufwärts biegt, so ist Fremd-

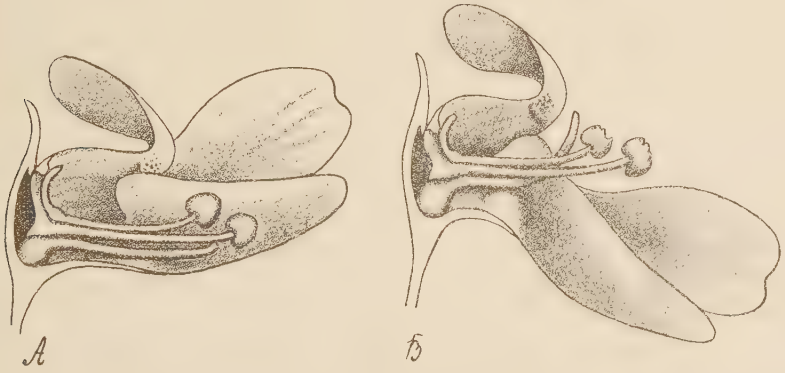

Fig. 9.

bestäubung dadurch gesichert. Die beifolgende Zeichnung zeigt die Blüthe etwas schematisch gehalten, mit halb entferntem Perianthe

1) Bonnier gibt in seiner Arbeit: Les Nectaires (Annales des sciences naturelles 1878) p. 111 die Beschreibung und eine dazu gehörige Abbildung, erwähnt aber der genannten Haare in keiner Weise.

A in der gewöhnlichen Ruhelage bei proterandrischem Stadium, B beim Anfluge eines Insektes in dem Stadium, wo die Narbe sich aufwärts gerichtet hat.

Gratiola officinalis L. Die beiden vorderen Staminodien zeigen in geringem Maasse die äussere Form der Antheren und auf dem Querschnitte noch deutlich die Bildung von periklinen Zellreihen, die im jugendlichen Zustande der Gebilde reich mit Plasma gefüllt sind. In Uebereinstimmung mit Heinricher's Beobachtung[1]) fand ich in den ersten Blüthen der Inflorescenz noch das fünfte Staubblatt als ein kurzes, keulenförmiges Gebilde, ohne weitere Ausbildung und innere Zellendifferenzirung für ein Archespor, während gegen Ende der Blüthezeit dieses Staminodium nicht mehr zu entdecken war. Die Aufgabe der beiden vorderen Staminodien möchte ich darin suchen, dass sie als Wegweiser für das besuchende Insekt dienen, da sie in gleicher Richtung liegen wie die Haarleisten der Corolle und ihre Länge genau so bemessen ist, dass sie da beginnen, wo die Haarleiste endet.

Linaria alpina Mill.; Cymbalaria Mill.; genistifolia Mill.; pallida Tenore; purpurea Mill.; spuria Mill.; vulgaris Mill. Das Staminodium aller Arten zeigt nur einen geringen Rest der Antherenanlage. Aeusserlich bemerkt man noch verschiedene Einschnürungen und im Innern eine Zelltheilung, die kaum über die zweite Perikline hinausführte. Die hypodermale Zellreihe entwickelt sich ähnlich der normalen Antherenbildung bald ziemlich stark zu langgestreckten Zellen, während die inneren Zellen verhältnissmässig klein bleiben. Zweck der Staminodien ist wohl die Direction des besuchenden Insektes, da sie gerade dem Sporne gegenüber liegen und nebenbei wohl auch geringe Secretion, die am deutlichsten ausgesprochen erscheint bei L. alpina, wo die hypodermale Zellreihe an beiden Seiten stark gestreckt ist und reichen Plasmagehalt birgt. Aehnlich, aber nicht ganz so stark ausgebildet, ist es bei L. vulgaris und, noch etwas geringer entwickelt, bei L. cymbalaria, wiewohl die Staminodien all der untersuchten Arten seitlich in zwei Einbuchtungen Drüsengewebe zeigen, das aus kleinen, aber sehr plasmareichen Zellen gebildet wird. L. spuria bot durch zahlreich vorhandene anormale Blüthen reichliche Gelegenheit zur Untersuchung der staminodialen Bildung. Schon in den normalen Blüthen kann man verschiedentliche Formen des Staminodiums unterscheiden bis zur einseitigen Ausbildung einer Antherenhälfte, deren andere Hälfte noch ganz rudimentär geblieben; Uebergangsformen, die in anormalen Blüthen zur vollständigen Ausbildung des fünften

1) Oesterreich. bot. Zeitschrift 1894.

Staubblattes führen. Sehr viele Pflanzen von L. spuria nämlich zeigten in den Blattachseln neben einer reifenden Frucht noch eine zweite Blüthe, die vielfach anormal gebaut war — Pelorien und alle Uebergangsformen dazu. — Mit besonderer Rücksicht auf das fünfte Staubblatt sei hier eine kurze Zusammenstellung der untersuchten Blüthen gegeben. Von ungefähr 75 derartigen untersuchten Blüthen zeigten:

19 Blüthen	2 Sporne, Corolle in normaler Form	das fünfte Staubblatt klein staminodial.
6 „	2 „ „ „ „ „ „	d. fünfte Staubblatt grösser, aber staminodial.
1 Blüthe	1 sackartige Ausbuchtung, Corolle in normaler Form	das fünfte Staubblatt auf der Primordienstufe stehend, eines der längeren Staubblätter unterdrückt.
15 Blüthen	2 Sporne, Corolle etwas gleichmässiger als die Normalform	das fünfte Staubblatt fertil, aber kleiner und kürzer als die übrigen.
5 „	3 Sporne, Corolle fast eine regelmässige Röhre	das fünfte Staubblatt den übrigen gleich.
12 „	4 Sporne	Pelorienbildung: das fünfte Staubblatt in allem den übrigen gleich.
18 „	5 Sporne	

Aus dieser Zusammenstellung ergibt sich somit ein gewisses, nebeneinander hergehendes Verhältniss zwischen der Corollenbildung und der Ausbildung des Staminodiums zum normalen Staubblatt, ohne dass man sagen könnte, dass das eine die Ursache des anderen wäre.

Auch die Uebergangsformen zu den cleistogamen Blüthen liessen sich leicht constatiren. Jene Blüthen, die noch über den Boden sich befanden, aber durch das dichte Gewirre der Zweige nicht mehr nach oben durchdringen konnten, änderten ihre Form insoferne, als die Blüthe sich verflachte und Ober- und Unterlippe sich fast platt aufeinanderlegten. Der Schliessmechanismus zwischen beiden war nur schwach ausgebildet und liess einen offenen Zugang zu den Sexualtheilen an beiden Seiten und vorne in der Mitte frei. Thatsächlich fand ich auch in diesen verborgenen Blüthen einen kleinen, langgestreckten, schwärzlichen Käfer, den zu fangen behufs näherer Bestimmung mir leider nicht gelang. Das fünfte Staubblatt war in diesen, sowie in den cleistogamen Blüthen nur ganz klein, vielfach nur als grösseres Primordienhöckerchen, ausgebildet. Bezüglich der normalen Blüthen sei noch erwähnt, dass Fremdbestäubung dadurch bevorzugt ist, dass die Staubblätter an ihrer Spitze sich sämmtlich

etwas links abbiegen, während das Pistill scharf nach rechts sich biegt, und dass auch in jenem Stadium, wo die Antheren theilweise sich öffnen, die Narbe so zwischen den nach rechts und links divergirenden Staubblättern steht, dass der Pollen der eigenen Blüthe nicht so leicht darauf fällt, da die Spreuhaarbüschel an den Antheren dies theilweise verhindern.

Maurandia scandens A. Gray. Das Staminodium trägt auf kurzem Filamente noch die kleinen Antheren; im Inneren zeigt es alle Zelltheilungen bis auf die Theilung des Archespors, das unverändert den übrigen Zellen gleich wird.

Pentstemon barbatus Roth; laevigatus Ait. und *Hartewigii Benth.* Ueber die Bedeutung und den allgemeinen Bau des Staminodiums ist bereits viel geschrieben worden.[1]) Ich möchte nach meinen Untersuchungen nur der hie und da noch ausgesprochenen Ansicht, dass die fadenförmigen Staminodien, wie sie hier auftreten, nur dem Filamente entsprächen, entgegentreten. Schon die allgemeine Erfahrungsthatsache, dass das Filament sich erst durch intercalares Wachsthum ausbildet, nachdem die Antheren schon nahezu völlig entwickelt sind, spricht dagegen. Weiterhin wohl auch die Erscheinung, dass eben diese Staminodien in verschieden ausgebildeter Gestalt, ja sogar manchmal fertil vorkommen. Wie sollten sich denn gelegentlich spätere Entwickelungsstadien bilden können, wenn nicht die erste Anlage dazu, freilich äusserlich meist unbemerkbar, vorhanden gewesen. Thatsächlich treten auch auf Querschnitten durch jugendliche Blüthen und deren Staminodien ganz deutlich Stellen hervor, welche durch die Art der Zelltheilung und ihre Lage beweisen, dass die ersten Anlagen zu einer Antherenbildung gegeben waren, die Entwickelung aber mit der Bildung der zweiten periklinen Zellreihe gehemmt wird. Selbst im fertigen Staminodium, das völlig fadenförmig und oben rundlich zugespitzt erscheint, kann man durch Mikrotomschnitte noch deutlich jene Zellpartien finden, welche durch ihre von dem übrigen Zellgewebe verschiedene Gestalt den Rest der Antherenbildung erkennen lassen, so dass auch in Bezug auf diese fadenförmigen Staminodien nicht zu zweifeln ist, dass sie ebenfalls durch Reduction eines wahren, ganzen Staubblattes entstanden sind.

Bei *Scrophularia vernalis L.* fand ich niemals eine Spur von dem fünften Staubblatte mehr. In den obersten Blüthen der reichen Inflorescenz war zum Theil auch eine Hemmungsbildung der übrigen

1) Litteraturangabe bei Loew, Blüthenbiolog. Untersuchungen in Pringsheim's, Jahrb. XXII p. 475 ff.

Staubblätter zu beobachten; indem das eine oder andere der normalen Staubblätter sich nicht mehr völlig entwickelte, sondern auf einer der späteren Entwickelungsstufen stehen blieb. Bei *S. nodosa L.* und *alata Gilibert* ist das Staminodium ein petaloides Gebilde, durchzogen von einem reich verzweigten Gefässstrange, aber ohne jeglichen Rest einer Antherenanlage, wiewohl H. Müller in „Blumen und Insekten" berichtet, dass er verschiedene Stufen der Umbildung beobachten konnte. Den Zweck dieser Staminodien gibt schon Sprengel[1]) an als Direction des besuchenden Insektes und Schutz des Pollens und Nectars vor eindringender Feuchtigkeit.

Bei *Russelia multiflora Sims.* zeigt sich das Staminodium als ein kleines, oben rundlich spitzes Gebilde, dessen Zellen im Stieltheile etwas länger gestreckt sind, während sie im oberen Theile mehr kugelig gestaltet sind und ihrer Anordnung nach sich um eine Anzahl kleiner, rundlicher Zellen in der seitlichen Mitte des oberen Theiles gruppiren. Ebenso gestaltet, aber im oberen Theile mehr zugespitzt ist das Staminodium von *Tetranema mexicanum Benth.*

Sparmannia africana Linn. f. Eine Tiliacee mit typisch vier weissen Blumenblättern, vier Gruppen von Staubblättern, deren Filamente eine bräunlich röthliche Färbung besitzen und einen äusseren Kranz gelbglänzender Staminodien. Dabei nun finden sich wieder alle Uebergänge vom normalen Staubblatt zu den als Nectarien umgebildeten Staminodien. Häufig nämlich verkümmert nur die eine Antherenhälfte, indess die andere Hälfte völlig normal entwickelt ist; dann sind wieder beide Hälften in reducirter Form vorhanden, bis auch sie ganz verschwinden und das Staminodium in ein feines Spitzchen endet. Das eine Verhältniss steht dabei fest: die schon am normalen Staubblatt in geringer Weise ausgebildete Ausstülpung der Epidermis, welche zum Secretionsorte beim Staminodium wird, vergrössert sich in dem Masse mehr und mehr, je weiter die Pollenbildung reducirt wird, bis sie schliesslich zur Hauptsache wird. Selbst auf das Filament erstreckt sich noch die Umbildung, indem darin bei dem normalen Staubblatte noch zwei getrennte Zellschichten vorhanden sind, welche der Schleimleitung dienen, während bei den reducirten Staubblättern sich nur mehr eine findet und bei den Staminodien nur mehr die den Gefässbündel umgebende Zellschicht als schleimführende Schicht sich findet. Die von H. Müller[2]) dargelegte Anschauung, dass die Staminodien nur dazu dienten, dass sich das besuchende Insekt daran an-

1) Das entdeckte Geheimniss der Natur p. 322.

2) Kosmos 1883 p. 241.

klammern könnte, wesshalb sie die erwähnte Ausbuchtung besässen, ist wohl eine irrige. Ein Längsschnitt durch solch ein Staminodium zeigt deutlich, dass diese Ausbuchtungen durch bogenförmige, das Filament in Schraubenwindungen umgebende Ausstülpungen der Epidermis gebildet sind, die mit dem in der Mitte aufsteigenden Zellenstrange durch einzelne Zellreihen manchmal noch in Verbindung stehen. Eine Beobachtung in sonnigen Mittagsstunden lässt mit blossem Auge schon kleine, gelbglänzende Tröpfchen erkennen, die auf diesen Ausstülpungen stehen und wohl dem Insekte zur Nahrung dienen, wofür es bei der bestehenden Proterandrie den Gegendienst der Fremdbestäubung leisten muss. Die Fehling'sche Lösung ergab dabei die Zuckerreaction nicht. Ausserdem bewirkt auch die verschiedenfarbige Ausbildung der Filamente von Staubblatt und Staminodium, sowie deren grosse Anzahl eine entschiedene Vergrösserung des Schauapparates der einzelnen Blüthe.

II. Gynaeceum.

Schon Goebel weist in seiner vergleichenden Entwickelungsgeschichte darauf hin, dass die Reduction des Gynaeceums eine nicht seltene, in verschiedenen Abstufungen vorkommende Erscheinung sei. Will man eine Reihe dieser Verkümmerungsstufen aufstellen, so steht wohl zu unterst jene Erscheinung, wo die Anlage des Gynaeceums kaum mehr oder nur in geringen Spuren wahrnehmbar ist. Der Blüthenboden senkt sich dabei noch etwas ein, als ob er zur Bildung eines Fruchtknotens schreiten wollte, aber er bleibt dann ohne weitere Entwickelung auf dieser Hemmungsstufe stehen (Arum maculatum z. B.), die einzelnen Fruchtblätter werden noch als kleine Ausstülpungen angelegt, ohne weiterhin ausgebildet zu werden (Hydrangea serrata) oder es geht die Bildung weiter, so dass ein Fruchtknoten sich noch ausbildet und auf seinem Boden sich noch ein kleines zapfenförmiges Gebilde als Anfang einer Placenta entwickelt, ohne dass dann irgend eine Samenknospe sich anlegte (Sesanum, Melandrium). Eine weitere Stufe der Hemmungsbildung dürfte dann jene sein, wo die Fruchtblätter sich noch bilden, aber an dem einen derselben nur sich eine Samenknospe anlegt, indess die beiden anderen Fächer keine Spur einer Anlage aufweisen (Centranthus). Umbelliferen, Viburnum und Valerianeen stellen dann weitere Stufen dar, indem die Samenknospen noch angelegt werden, aber die Embryosackmutterzellen schon in ihrer Entwickelung gehemmt werden und die Integumentbildung stark reducirt bleibt (Umbelliferen), oder der Embryosack sich wohl noch bildet,

aber die Integumentbildung fast ganz unterbleibt (Viburnum), oder auch die Anlage sich normaler Weise bildet, aber durch ihre Lage und die allgemeine schwächliche Ausbildung zur Verkümmerung gelangt (Valerianeae).

In der Ausbildung gleichgestaltet, aber im ganzen Baue um etwa die Hälfte kleiner als die fertilen Anlagen, sind die Samenknospen der Nebenfächer von Symphoricarpus, Linnaea und Dipelta. Gleich an Grösse und Entwickelung und anscheinend auch befruchtungsfähig, aber durch Voreilen der erstbefruchteten und vielleicht durch ihre Lage begünstigten Anlage zur Verkümmerung gelangend, sind die Samenknospen von Tilia und Quercus. Auch hiebei ist zu bemerken, dass diese Hemmungserscheinungen nicht immer genau auf derselben Stufe stehen bleiben, sondern dass theilweise eine noch weitere Reduction der Entwickelung eintreten kann, theilweise aber auch ein Fortschreiten der Entwickelung bis zur normalen Ausbildung, wie z. B. die sonst verkümmernde zweite Samenanlage bei den Umbelliferen sich zur Frucht entwickeln kann.

Caprifoliaceen.[1]) Bei *Dipelta floribunda Maxim.* und *Linnaea borealis L.* sind die verkümmernden Samenknospen der Nebenfächer ganz normal gebaut, aber kleiner, bei Linaea in dem ungefähren Verhältnisse von 2 : 1 und der den Embryosack umgebende Zellcomplex um drei bis vier Zellreihen geringer entwickelt, bei Dipelta im Verhältniss von 1,6 : 1 und der entsprechende Zellcomplex um zwei bis drei Reihen schmäler gebaut.

Symphoricarpus racemosus Michx. und *S. orbiculatus Mönch.* Die Ovulaanlagen der beiden verkümmernden Fächer sind normal aufgebaut, aber um die Hälfte kleiner als jene der fertilen Fächer; die Gewebeschicht um den verkümmernden Embryosack um drei bis vier Zellreihen schmäler. Die verkümmernden Samenknospen sind so in zwei Reihen geordnet, dass die eine Reihe etwas längergestreckte Anlagen aufweist, während jene der zweiten Reihe kürzer und abgerundeter erscheinen. Doch findet man auch drei Ovula in einer Querreihe gelegen und ebenso Fälle, wo sich zwischen den beiden Reihen noch eine Scheidewand ausgebildet hat. Ein Wahrscheinlichkeitsgrund für die Nichtbefruchtung der vielen kleineren Anlagen findet sich vielleicht darin, dass das Leitgewebe für den Pollenschlauch auf den Seiten der einsamigen Fächer um ein Bedeutendes stärker entwickelt ist als auf den Seiten der vielsamigen Fächer, sowie der eine

1) Ueber die Verhältnisse des Gynaeceums der Caprifoliaceen im Allgemeinen vgl. Eichler, Blüthendiagr.

grosse Funiculus am Eingange der einsamigen Ovarhöhle eine viel stärkere Anziehung ausüben kann als die beiden kleinen am vielsamigen Ovarium. Diese kleineren Samenknospen vertrocknen allmählich und werden von dem lockeren Gewebe der heranreifenden Frucht mit umschlossen, so dass sie auch in der ausgebildeten Frucht noch immer sichtbar und kenntlich bleiben.

Viburnum. Die Kleinheit der Nebenfächer sowie die eigenthümliche Verwachsung der Samenknospen unter einander und die hohe Lage der Fächer haben wohl zu der Annahme geführt, dass bei Viburnum zwei Fächer so vollständig verkümmerten, dass keine Samenknospen in ihnen angelegt wurden.[1]) Thatsächlich aber finden sich in den zwei kleinen Nebenfächern bis kurz nach der Befruchtung der einen grossen Samenknospe immer die Anlagen mehrerer Ovula. Der Embryosack ist dabei nur von einem aus ein bis zwei Zellreihen bestehenden Nucellus umgeben, ein Integument wird nicht mehr ausgebildet oder ist nur durch ein bis zwei Zellen am Grunde angedeutet. Oftmals verwächst das Nucellargewebe angrenzender Anlagen miteinander und füllt das ganze Ovarium so aus, dass kein Raum mehr zwischen den Anlagen und der Ovarwand bleibt. Die beiden Nebenfächer stehen dabei so hoch über dem fruchtbaren Fache, dass man zwischen dem oberen Rande derselben und der untersten Zellenlage der verkümmernden Fächer noch 10 12 Zellreihen eingeschoben findet. Bald nach der Befruchtung der einzelnen Anlage werden diese kleinen Anlagen aufgelöst und in der jungen Frucht ist ihre Lage nur mehr als ein kleiner Hohlraum kenntlich, der dann allmählich zusammengedrückt wird.

Viburnum Lantana L. weist dabei die grösste Anzahl von verkümmernden Samenanlagen auf. Es waren deren bis zu sieben zu zählen, wobei die obersten Anlagen paarweise nebeneinander liegen, indess die unterste allein die Reihe schliesst. Meist sind die einzelnen Anlagen mit ihrem Nucellargewebe ganz mit einander verwachsen und dadurch der ganze Raum des Fruchtfaches so vollständig ausgefüllt, dass man nur an kleinen Stellen eine Scheidung von der Fruchtknotenwand bemerken kann. Die Zellkerne dieser Embryosäcke hatten sich anormal öfter getheilt, so dass man bis zu 16 Kerne in einem Embryosack zählen konnte, und hatten sich auch mehr am Rande des ganzen Embryosackes vertheilt, statt in der normalen Lage zu bleiben.

1) Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte p. 328. in Schenk, Handbuch der Botanik Bd. III.

Vib. Opulus L. zeigte meist nur drei Samenknospen in jedem sterilen Fache, der Zellkerne waren hier nur acht, aber sie hatten sich auch vielfach so vertheilt, dass zwei Kerne an der Spitze des Embryosackes und je drei auf den beiden Seiten sich befanden.

Vib. Lentago L. zeigte in jedem Fache drei verhältnissmässig grössere Samenanlagen mit einem den ganzen Ovarraum vollständig ausfüllenden Nucellargewebe.

V. Tinus L. vier bis sechs verkümmernde Anlagen in jedem Fache in zwei Reihen etwas schief nach Aussen geordnet.

V. cuneiforme[1]) nur zwei von einander getrennte Anlagen in jedem Fache, aber sehr klein ausgebildet und oft auch nur vier Zellkerne in den Embryosäcken. Die Fächer selbst auch sind kleiner als bei den übrigen untersuchten Arten.

Fig. 10. Längsschnitt durch eines der Nebenfächer von Vib. Lantana mit fünf sterilen und verwachsenen Samenanlagen. Vergr. 670/2.

V. cotinifolium D. Don. hat in jedem der ebenfalls kleinen Nebenfächer nur drei Samenknospen in einer Reihe von oben nach unten geordnet; die oberste davon noch am besten entwickelt, die unterste derselben vielfach ganz rudimentär. Der Nucellus besteht nur aus einer schwach entwickelten Zellreihe.

V. tomentosum Thbg. hat drei gleich entwickelte Samenanlagen in jedem Fache, deren Nucellus verhältnissmässig stark ausgebildet ist durch zwei Zellreihen, wodurch der ganze Raum der Ovarhöhle ausgefüllt ist.

Melandrium album und *rubrum Garke.* In den männlichen Blüthen dieser Pflanze zeigt sich noch immer ein Anfangsrest der Gynaeceumsbildung; der Blüthenboden vertieft sich noch und aus dem untersten Theile dieser Vertiefung bildet sich oftmals noch eine kleine Placentaranlage hervor, ohne dass daran jedoch Samenknospen angelegt würden.

Umbelliferen. Alle die untersuchten Arten stimmen darin überein, dass je eine der in den zwei Fruchtfächern gegenüberliegenden Samen-

1) Unter diesem Namen im hiesigen bot. Garten cultivirt.

knospen verkümmert, während die zweite Samenknospe jeden Faches sich nach abwärts wendet und fertil wird. Die Ausbildung dieser verkümmernden Anlagen ist eine verschiedentliche, selbst bei ein und derselben Pflanze. Meist ist die Embryosackmutterzelle deutlich zu unterscheiden, aber sie wird nicht mehr weiter ausgebildet. Oft aber auch entwickelt sich noch ein kleiner, anscheinend normaler Embryosack, aber die Integumentbildung bleibt eine stark reducirte, indem die Bildung nur mit wenigen, oft einseitig stärker entwickelten, Zellen am Grunde stehen blieb, ohne dass eine volle Ueberwölbung des Nucellus stattfände. Doch sind von Astrantia major auch Beobachtungen bekannt, wo auch diese zweite Samenanlage fertil geworden war.[1]) Nachdem in vielen Fällen gerade jene Epidermiszellen der verkümmernden Samenknospe, welche dem Griffelkanale der fertilen Samenanlage zunächst liegen, sehr stark mit Plasma erfüllt sind und dabei oft auch eine ganz langgestreckte Form besitzen, halte ich es für wahrscheinlich, dass diese verkümmernden Anlagen zu Drüsenorganen wenigstens theilweise umgebildet werden, um als Leitungsapparat des Pollenschlauches zu der tiefer liegenden fertilen Anlage zu dienen.[2]) An Einzelheiten sei noch erwähnt, dass in der verkümmernden Samenanlage von Archangelica sich vier bis fünf Embryosackmutterzellen angelegt fanden, ohne dass eine davon sich weiter entwickelt hätte. In den männlichen Blüthen von Astrantia major ist von einer Anlage des Gynaeceums nichts mehr zu sehen. Der Blüthenboden senkt sich wohl noch etwas ein und erweitert sich zu einer schmalen Höhlung, aber von einer Placenta oder Ovaranlagen findet sich nichts mehr.

Valerianeae. Centranthus ruber DC. und *C. Calcitrapa Lge.* Im Griffelkanal sind die drei Fruchtblätter noch zu unterscheiden, im eigentlichen Fruchtknoten aber findet sich keine Spur eines Nebenfaches oder irgend einer weiteren Samenanlage mehr.

Valeriana alliariaefolia Vahl; dioica L.; officinalis L.; Phu L.; saxatilis L. Gegenüber der Angabe Goebel's in der „Vergleichenden Entwickelungsgeschichte“ [3]) konnte festgestellt werden, dass in den beiden Nebenfächern von Valeriana je zwei verkümmernde Samen-

1) Penzig, Teratologie.

2) Eine ähnliche Umbildung zu Drüsenzwecken nimmt Karsten für die unvollkommenen weiblichen Blüthen an der Grenze des männlichen Blüthenstandes bei Gnetum Gnemon an. — Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen 1893 p. 349.

3) p. 328.

knospen angelegt werden, die sich in typischer Form wohl entwickeln, aber nur die halbe Grösse der einen fertilen Samenknospe erreichen und durch ihre auffällige Plasmaarmuth sich kennzeichnen. Dabei stehen diese Anlagen auf kurzem Funiculus schief nach aussen aufwärts, während die fertile Anlage in ihrem Fache abwärts hängt. Der Griffelkanal, welcher zu diesen beiden Fächern führt, ist bedeutend enger als der zur fertilen Anlage führende Hauptkanal. In der heranwachsenden Frucht werden diese Anlagen der Nebenfächer aufgelöst und der Hohlraum dann allmählich zusammengedrückt.

Valerianella eriocarpa Desv. und *olitoria Mönch.* Schnitzlein[1]) bemerkt, dass bei Valerianella die leeren Fächer nur ein Produkt späterer Entwickelung zu sein scheinen; indess hat Goebel schon darauf hingewiesen, dass an der einen der drei Parietalplacenten zwei Samenknospen angelegt werden, an der anderen jedoch nur eine, so dass in jedem Fruchtknotenfache eine Samenanlage sich befindet. Die einzeln angelegte Samenknospe bildet noch einen Embryosack aus mit seinem Nucellus, das Integument aber bleibt nach Bildung weniger Zellen am Grunde in seiner Entwickelung stehen. Von den zu zweit angelegten Samenknospen eilt die eine sehr bald in ihrer Entwickelung weit voraus, indess die andere meist nicht über die Differenzirung der Embryosackmutterzelle hinauskommt und frühzeitig verkümmert.

Bei *Tilia* und *Quercus* konnte ich trotz allwöchentlicher Untersuchung zu keinem abschliessenden Resultate gelangen. Ich fand nur, dass die Samenanlagen all' einander gleich gebaut sind, dass in nicht seltenen Fällen auch zwei Embryonen sich gleichzeitig entwickeln können und dass die übrigen Anlagen unbefruchtet blieben und von dem heranwachsenden Embryo zur Seite gedrückt werden, wo sie auch in der reifen Frucht noch kenntlich bleiben.

III. Ganze Blüthen.

Dass auch ganze Blüthen normaler Weise verkümmern, ist in der Pflanzenwelt eine nicht allzuseltene Erscheinung. Am leichtesten erklärt sich wohl der Fall, wo die obersten Blüthen reichblüthiger Inflorescenzen ganz oder zum grössten Theile verkümmern durch Nahrungsmangel, indem die ersten, oftmals schon zur Fruchtbildung schreitenden Blüthen alle die Nährstoffe für sich in Anspruch nehmen und so den obersten Blüthen nicht mehr die nöthigen Mittel zugehen, um sich vollständig entwickeln zu können. So finden sich bei Muscari botryoides und neglectum die obersten Blüthen häufig nur mehr

1) Genera plantarum fasc. XXI.

ganz rudimentär vor, bei Tritoma uvaria vertrocknen ebenfalls meist die letzten Blüthen und bei Viburnum dürfte es für jene Blüthen zutreffen, welche noch ausserhalb der Scheinblüthen angelegt werden, aber nicht mehr zur Entwickelung kommen.

An diese Gruppe dürfte sich anschliessen das Sterilwerden jener Blüten, welche herbeigeführt wird durch abnorme Vergrösserung der Blüthenachse, wie es bei der Gartenform von Celosia cristata der Fall ist, oder auch der einzelnen Blüthenstiele bei Brassica oleracea f. botrytis, oder endlich durch Vergrösserung der Kelche und Blumenblätter wie in den Scheinblüthen von Viburnum und Hydrangea; diese Reihe schliessen dann jene Umformungen, welche hervorgerufen werden dadurch, dass die Blüthen zu anderen als Generationszwecken dienen sollen; so die zum Schauapparat umgebildeten langgestielten Blüten von Muscari comosum, die verkümmernden Blüten von Rhus Cotinus, deren Stiele angeblich als Flugapparat für den reifen Samen dienen sollen, und endlich die Umbildung zu Drüsen bei Sesamum.

Arum maculatum L. A. Engler sagt in seinen „Beiträgen zur Kenntniss der Araceae“[1]): „Bei fast allen (Araceen, welche sich mehr oder weniger an Arum anschliessen) finden wir zwischen männlicher und weiblicher Inflorescenz unentwickelte Organe, die meistens Staminodien sind. . . . Verkümmerte weibliche Blüthen sind äusserst selten. In manchen Fällen scheinen solche vorhanden zu sein, aber es ist sehr fraglich, ob wir es mit verkümmerten weiblichen oder männlichen Blüthen zu thun haben. Bei den Arum-Arten finden wir die Schrägzeilen der Pistille sich fortsetzen in Schrägzeilen von einzelstehenden oder paarweise vereinigten kugeligen Körpern, die in ein kleines oder grösseres Schwänzchen enden. Diese Gebilde werden häufig als Pistillodien bezeichnet. Da aber diese Schrägzeilen in die Schrägzeilen der männlichen Blüthen übergehen, und oberhalb der männlichen Blüthen ganz gleiche, nur etwas kleinere Gebilde auftreten, so ist kein Grund vorhanden, diese eigenthümlichen Gebilde unbedingt als reducirte weibliche Blüthen anzusehen; sie könnten ebensogut auch reducirte Zwitterblüthen sein. . . . Die Entwickelungsgeschichte kann hier keinen Aufschluss darüber geben, selbst wenn man mehr sehen würde, als man wirklich sieht“.

Ich möchte nun dem gegenüberstellen, dass die Entwickelungsgeschichte, durch Mikrotomtechnik unterstützt, doch einigen Aufschluss geben kann. Längsschnitte durch ganz junge Inflorescenzen, bei

1) Botanische Jahrbücher für System. und Pflanzengeographie V p. 297 ff.

denen noch keine Differenzirung sporogener Gewebe bemerkbar ist[1]), lassen immerhin schon eine Verschiedenheit der männlichen und weiblichen Blüten erkennen, indem letztere eine mehr rundlicheiförmige Gestalt besitzen, während die ersteren mehr abgeplattet sind. Zu der Zeit wo das Fruchtfach sich in den normalen weiblichen Blüthen bildet und in den männlichen Blüthen das sporogene Gewebe sich durch seinen reichen Plasmagehalt kenntlich macht, treten zwischen beiden Blüthenformen die Umbildungen der weiblichen Blüthen ein, indem sich entweder an den weiblichen Blüthen noch eine Einsenkung bildet, als ob es zur Bildung eines Ovariums kommen sollte, aber diese Einsenkung wird bald in ihrer Entwickelung gehemmt und bleibt so bestehen als rudimentäre weibliche Blüthe auch in dem fertigen Blüthenstande; oder auch die Einsenkung an den beschriebenen rundlicheiförmigen Blüthen bildet sich nur ganz minimal oder fast gar nicht und die Spitze wächst dann weiter aus als das Schwänzchen, welches in der fertigen Inflorescenz zu sehen ist, wobei auch nebenbei noch kleinere Vorwölbungen der äusseren Gewebeschichten eintreten können. An der oberen Grenze der männlichen Inflorescenz dagegen lassen sich ebensofrühe die Uebergänge zu den verkümmerten obersten Blüthen erkennen. Die Vorwölbungen der Blüthenprimordien an der Blüthenachse werden in abnehmender Reihe kleiner und oftmals sind jene Blüthenrudimente, welche beim fertigen Blüthenstande wie ein Haarkranz die Inflorescenz abschliessen, schon durch eine sterile Schicht von den übrigen Blüthen getrennt und sie bilden sehr frühe schon ihre Form aus, indem das Schwänzchen sich entwickelt und erst später sich noch die Verdickung an der Basis vergrössert. Einen Rest einer Antheren-Anlage in den am wenigsten umgebildeten männlichen Blüthen konnte ich nicht bestimmt nachweisen. In manchen Fällen hatte es zwar den Anschein, als ob Zellbildung und ihre Gruppirung einen Rest der Antherenbildung andeutete, aber, da sich schon in der völlig normalen Blüthe das sporogene Gewebe nur wenig vom sterilen unterscheidet in Bezug auf seine Form, so liess sich keine bestimmte Schlussfolgerung ziehen.

Brassica oleracea L. f. botrytis. In den weisslichen Blüthenständen des Blumenkohles finden sich immer noch einzelne grössere Blüthen, welche alle Organe regelmässig ausgebildet habe; neben ihnen aber in Ueberzahl alle möglichen Verkümmerungsstufen von der ersten Höckeranlage für die ganze Blüthe beginnend bis hinauf zur rudimentären Anlage des Gynaeceums. Auffällig dabei ist immer die sehr frühe schon auftretende monströse Verdickung der einzelnen

1) Für die hiesige Gegend die Zeit von Mitte September bis Mitte Oktober.

Blüthenstiele sowie das Unterbleiben der Streckung der Blüthenachse, welch beide Erscheinungen wohl die Ursache der Verkümmerung des Blüthenapparates sein dürften.

Celosia cristata L. Die bekannte Gartenform ist wohl als teratologische Erscheinung aufzufassen, insoferne als die übermässige Vergrösserung der Blüthenstandsachse die Verkümmerung der einzelnen Blüthen bedingt. An der verbreiterten und mannigfach gefalteten Blüthenstandsachse findet man im untersten Theile der Inflorescenz und an den Kanten der einzelnen Falten noch völlig normale Blüthen, die auch fertil sind; die übrigen Blüthen aber bleiben auf verschiedentlicher Verkümmerungsstufe stehen. Meist ist das Stützblatt wohl entwickelt, das dann aber oftmals nur mehr ein kleines Höckerchen als Rest der ganzen Blüthenanlage einschliesst. Des öfteren geht jedoch die Blüthenentwickelung weiter, so dass man noch die Anlagen von Kelch und Blumenblättern erkennt, ebenso auch noch die Anlage der Staubblätter und in deren Zellenbau auch noch die ersten periklinen Theilungen zu einer Antherenbildung; niemals aber fand sich ein rudimentäres Gynaeceum vor. Das Verhältniss zur normalen Inflorescenz von Celosia konnte nicht näher untersucht werden, weil das nötige Material nicht zu erlangen war.

Hydrangea serrata Ser. In den sterilen Randblüthen war das Andröceum zum grössten Theile noch normal ausgebildet, doch auch theilweise eine Reduction der Staubblattzahl eingetreten. Von einer Anlage des Gynaeceums jedoch war kaum etwas zu beobachten; nur ganz kleine Bildungen zeigten den ersten Anfang zur Bildung der Fruchtblätter. Am Blüthenboden jedoch war eine griffelähnliche Wucherung aufgetreten und das Innere des Blüthenbodens füllte ein ganz lockeres, mit grossen Intercellularräumen durchsetztes Gewebe aus, das zahlreiche Raphidenbündel einschloss. Diese Gewebepartie vergrösserte sich während der Blüthezeit und nachher so, dass es den äusseren Anschein bot, als ob eine Frucht sich bildete. Erst ziemlich spät vertrocknete es. Ebenso verhält es sich bei den Scheinblüthen von *H. paniculata Sieb.*, nur dass hier die Wucherung des Blüthenbodens nicht so auffällig war. Die Culturformen von *H. hortensis W.* boten an verschiedenen Exemplaren so verschiedene Resultate, dass kaum ein einheitlich zusammenfassender Schluss gerechtfertigt sein dürfte und von gärtnerischer Cultur unberührte Exemplare standen mir nicht zur Verfügung.

Muscari comosum Mill. Schon auf sehr früher Entwickelungsstufe des Blüthenstandes unterscheiden sich die später so auffällig

langgestielten, sterilen Blüthen, welche zum Schauapparat umgebildet werden, von den übrigen, normalen Blüthen durch ihre besondere Entwickelung dieses Stieles. Noch sind die Primordien für die Staubblätter in den normalen Blüthen nicht gebildet, wenn schon der Stiel dieser anormalen Blüthen sich streckt im Gegensatz zu den übrigen fast noch stiellos sitzenden Blüthen. Eben diese Blüthen weisen später nur mehr das eine oder andere Staubblatt fertil auf, während die übrigen auf verschiedener, oft sehr reducirter Bildungsstufe gehemmt bleiben. Eine Anlage des Gynaeceums war nicht mehr zu beobachten. In abnehmender Grösse der einzelnen Blüthen geht es gegen die Spitze der Inflorescenz zu, so dass die letzten Blüthen nur mehr ein verhältnissmässig stark entwickeltes, aber ganz geschlossenes Perianth besitzen, im Inneren aber nur mehr winzige Höckerchen die erste Anlage der Staubblätter zeigen. Die oberste Blüthe, welche anscheinend den ganzen Blüthenstand terminal schliesst, stellt nur mehr eine rundliche mit lockerem Zellgewebe erfüllte Kugel dar, ohne irgend eine Differenzirung der verschiedenen Blüthentheile. Auch in den obersten Blüthen der normalen Zone verkümmert theilweise das Andröceum und manchmal auch das Gynaeceum ganz[1]). Ebenso verkümmern auch in den obersten Blüthen von *M. botryoides Mill.* und *M. neglectum Mill.* vielfach die Sexualorgane, so dass nur mehr ein oder zwei Staubblätter ausgebildet werden oder auch das Gynaeceum ganz rudimentär bleibt und das gesammte Andröceum verkümmert ist[2]).

Oncidium heteranthum Lindl. Eine Orchidee, welche neben den wenigen normalen Blüthen eine grosse Anzahl anormaler, verkümmerter Blüthen trägt. In all den verkümmerten Blüthen nun ist von einer Anlage der Sexualorgane nichts mehr zu finden. In den grösseren Blüthen bildet sich das sechste Blumenblatt noch als ein kleiner, schmaler Zipfel aus, während in den noch weiter verkümmernden Blüthen auch die Anzahl der Blumenblätter bis auf drei

1) An die von Schulz behauptete, unvermeidliche Selbstbestäubung kann ich nicht recht glauben, da gerade die untersten Blüthen, welche zunächst darauf angewiesen wären, weil sie sich schon öffnen, bevor noch der Blüthenschopf der sterilen Blüthen auffällig gefärbt ist, innerhalb der drei letzten Jahre, in denen ich speciell darauf achtete, niemals Früchte erzeugten, während die oberen Blüthen oft bis zu 50 Früchte reiften. „Langrüsselige Falter“ sah ich bei der verhältnissmässig kleinen Blüthe nie zu Besuch, wohl aber vielfach kleinere Käfer neben den Bienen.

2) Schon von H. Müller angegeben in „Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten“ pag. 277.

oder zwei kleine, weisslichgelbe Blättchen reducirt wird. Den Zweck dieser Umbildung kann wohl nur Beobachtung am natürlichen Standort erklären, denn ganz nutzlos wird diese grosse Anzahl von verkümmernden Blüthen wohl nicht sein. Um als Schauapparat zu dienen, sind sie zu wenig auffällig in Grösse und Färbung, eine Secretion war äusserlich auch nicht nachweisbar, möglich aber könnte sein, dass die ganzen Blüthen zur Beköstigung der Besucher dienen, zumal sie einen süsslichen Geschmack besitzen.

Rhus Cotinus L. Die sogenannte Perücke dieser Pflanze wird bekanntlich zum grössten Theile gebildet aus den federig behaarten Blüthenstielen zahlreicher steriler Blüthen. In diesen Blüthen nun sind die männlichen Organe noch angelegt als kleine halbkugelige Gebilde, welche noch deutlich den Anfang einer Antherenbildung in ihrem Zellgewebe zeigen. Oft aber sind die männlichen Organe auch nur mehr durch ganz geringe Vorwölbungen am Blüthenboden angedeutet. Eine Anlage des Gynaeceums war nirgends mehr zu sehen.

Sesamum orientale L. Die beiden zu Drüsen umgebildeten seitlichen Blüthen weisen einigermassen verschiedene Grade der Entwickelung auf. In den meisten Fällen zeigen sie noch die Anlagen der Kelch- und Blumenblätter sowie der Staubblätter, aber keine Anlage des Gynaeceums mehr. Die Kelchblätter bleiben klein und unscheinbar, die Blumenblätter verdicken sich und werden zum Secretionsorgane, das als dicker, gelbgefärbter, kreisförmiger Wulst sichtbar ist. Die Staubblätter bilden ebenfalls dicke, keulenförmige Gebilde, die an der Innenseite Secretionsgewebe besitzen, das reichlich mit Plasmastoffen und kleinen Oeltröpfchen gefüllt ist. Doch kommen auch Fälle vor, wo der Blüthenboden sich noch etwas eingesenkt hat und in dieser Einsenkung sich ein kleines Placentargebilde ohne jegliche Samenknospe bildet und wieder andere Fälle, wo auch die Bildung des Androeceums noch weiter reducirt ist, wobei dann die Blumenblätter noch mehr verdickt sind und allein die Secretion besorgen. Auch die untersten der sonst normal sich entwickelnden mittleren Blüthen bleiben vielfach auf ähnlicher Reductionsstufe stehen, indem die Corolle sich nicht mehr ausbildet, Staubblätter und Carpelle auf verschiedener Hemmungstufe stehen bleiben, so dass die Staubblätter noch theilweise Antherenbildung haben, theilweise aber auch der Form der Staminodien sich nähern mit geringer Ausbildung eines Secretgewebes. Aufgabe dieser umgebildeten Blüthen dürfte wohl der Schutz der normalen Blüthen vor unberufenen Gästen sein, dass diese sich nämlich an dem Secrete dieser Drüsenorgane, sowie jener kleinen

äusserlichen Drüsen der Normalblüthen begnügen, ohne letztere selbst zu besuchen.

Viburnum Opulus L. Die sterilen Randblüthen dieser Art weisen noch die Anlagen der Staubblätter als keulig-kugelige Gebilde auf, welche theilweise noch die Einschnürungen und die entsprechenden Zelltheilungen der normalen Staubblätter zeigen. Eine Anlage zur Gynaeceumsbildung war nicht mehr zu beobachten. Auch ausserhalb dieser Scheinblüthen sind noch rudimentäre Blüthenanlagen zu finden, welche nur noch geringe Anlagen der Kelch- und Blumenblätter besitzen und die Anlagen der Staubblätter als winzige Höckerchen zeigen. Aehnlich ist die Bildung auch bei den Scheinblüthen von *Vib. tomentosum.*

Bei der sterilen Gartenform von *V. Opulus* geht die Bildung der Sexualorgane weiter, indem die Staubblätter meist grösser werden, aber ohne Pollenbildung und das Gynaeceum noch angelegt, manchmal sogar normal ausgebildet wird.

Das Ergebniss vorliegender Arbeit zusammenfassend, lassen sich folgende Sätze aufstellen:

1. Die Hemmung oder Umbildung der verkümmernden Organe ist bei verschiedenen Pflanzen eine auf verschiedener Stufe der normalen Entwickelungsreihe stehenbleibende, ja auch bei ein und derselben Pflanze kann das Verhältniss der Reduction in den einzelnen Blüthen starkem Wechsel unterworfen sein.
2. Bei den verkümmernden männlichen Organen sind die am häufigsten vorkommenden Fälle: a) ein Stehenbleiben auf der Primordienstufe mit geringer Entwickelung eines Filamentes oder b) es treten theilweise noch die Zelltheilungen ein, welche im normalen Organe zur Bildung der Antherenwand führen, ohne dass das eigentliche Archespor sich weiter ausbildete oder auch theilte. Bei den weiblichen Organen wird meist, aber nicht immer, noch der Embryosack gebildet, aber die Integumentbildung wird reducirt. Sind die verkümmernden Samenknospen in ihrem ganzen Aufbaue den normalen gleich entwickelt, so sind sie wenigstens um ein Bedeutendes kleiner als die fertilen Anlagen.
3. Bei Blüthen mit vielen Staubblättern und Staminodien ist der Uebergang von den ersteren zu letzteren nur ein allmählicher.
4. Wird in den reducirten männlichen Organen noch Pollen gebildet, so ist er bei geringerer Körnerzahl doch dem Pollen der ganz normalen Organe gleich; eine Beobachtung, die mit dem Ergebnisse, dass E. Amelung in seiner Arbeit „über mittlere Zellengrössen“

fand, übereinstimmt, der da sagt: „Verschieden grosse Organe gleicher Art desselben Pflanzenindividuums bestehen aus Zellen von gleicher oder nahezu gleicher Grösse.“[1])

5. Die fadenförmigen Staminodien, wie sie z. B. bei Pentstemon-Arten vorkommen, entsprechen nicht dem Filamente allein, sondern sie zeigen, namentlich in jugendlichen Stadien, auch noch Reste einer Antherenbildung in ihrem Zellbaue, wenn dies auch äusserlich nicht bemerkt ist.
6. Die umgebildeten männlichen Organe sowie die normal umgebildeten und sterilen ganzen Blüthen dienen zu bestimmten Zwecken: Vergrösserung des Schauapparates, mechanischen Aufgaben vorab der Direction des Insektes, oder auch der Secretion.
7. Es findet eine wirkliche Umbildung der Organe statt. Staminodien werden in der Weise normaler Staubblätter angelegt und theilweise auch noch weiter entwickelt, aber gegen Schluss der Entwickelung bildet sich das Organ zu einem Secretionsorgane um.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass mechanische Ursachen die Verkümmerung oder gar die Umbildung dieser Organe nicht erklären können, da schon bei der ersten Anlage derselben vielfach ohne äusserliche Ursache eine verschiedentliche Ausbildung erkennbar ist. Die von Penzig[2]) angezogenen Ursachen — Abort des Mittellappens oder der Unterlippe, oder auch Spaltung der Letzteren — sind doch wohl nur Begleiterscheinungen und können als viel später sich entwickelnde Blüthentheile noch keinen Einfluss üben auf die früher sich entwickelnden Theile, zumal oft genug „normal verkümmernde“ Organe fertil werden, ohne dass irgend eine weitere Umbildung an der Blüthe bemerkbar wäre. Es dürfte demnach immerhin auf innere, im Plasma ruhende Kräfte Bezug genommen werden müssen, so dass einerseits, wie Eichler[3]) bemerkt, die spätere Entwickelung der Blüthe bereits auf die erste Entstehung einen bemerkenswerthen Einfluss auszuüben vermag[4]) und anderseits bei Eintritt irgend welcher innerer Störungen auch Aenderungen der typischen äusseren Gestalt sich einstellen, ohne dass dabei von Atavismus[5]) die Rede sein müsste.

1) Flora 1893 p. 207.

2) Teratologie Bd. II p. 186.

3) Blüthendiagramme I. Bd. p. 213.

4) Göbel bemerkt in dieser Beziehung: Die Verschiedenheit in der Ausbildung der Blüthenformen steht in engster Beziehung zu ihrem Lebensverhältnisse, die vielleicht vielfach eine Aenderung bedingt haben, die schon auf die erste Anlage zurückgehen kann. Flora 1894 p. 445.

5) Penzig, Teratologie II. Bd. p. 186.